云 南 植 物 研 究 2001，23（3）：321～327
Acta Botanica Yunnanica

拟豆蔻种子的解剖学和组织化学研究*

唐源江，廖景平
（中国科学院华南植物研究所，广东 * ”广州 510650）

摘要：拟豆蔻（*Paramomum petaloideum*）种子包括假种皮、种皮、外胚乳、内胚乳和胚。假种皮膜质，由 5～7 层薄壁细胞构成。种皮分外种皮、中种皮和内种皮。外种皮由一层细胞构成，其壁增厚并木质化。中种皮包括下皮层、半透明细胞层和色素层。下皮层由一层细胞构成，细胞近长方形。半透明细胞层由一层细胞组成，细胞近长方形或长条形，形态上与色素层细胞相似，但可通过染色方法把二者区分；色素层由一至二层细胞构成，最内层细胞形态有时难以分辨。内种皮由一层内切向壁非常增厚的石细胞构成。珠孔区分化出珠孔领、孔盖和珠孔区薄壁细胞。珠孔领异形型，孔盖具石细胞硬层。合点区内种皮向内凹陷并出现缺口，缺口位于种子近顶部偏向背侧，缺口间的合点区色素细胞群整体轮廓呈喇叭形。壁呈波浪形的外胚乳细胞富含淀粉粒。内胚乳最外一层细胞体积小，富含脂类物质。内胚乳合点端多层细胞，珠孔端为一层细胞，含丰富蛋白质。脂类物质主要存在于胚中。本文还从种子解剖学角度讨论了拟豆蔻的系统位置。

关键词：拟豆蔻；种子；解剖学；组织化学
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2001)03－0321－07

Anatomy And Histochemistry of *Paramomus petaloideum* Seeds

TANG Yuan－Jiang，LIAO Jing－Ping
(*South China Institute of Botany*，*Chinese Academy Sciences*，Guangzhou 510650，China)

Abstract：The seed of *Paramomum petaloideum* comprises aril，seedcoat，perisperm，endosperm and embryo. The membranous aril contains 5－7 parenchymatous cells. The seed coat can be divided into exotesta，mesotesta and endotesta. The exotesta contains only one layer of epidermal cells，their cell walls are thickened and slightly lignified. The mesotesta includes hypodermis，translucent cell layer and pigment layer. Translucent cells are rectangular morphologically similar to pigment cells but they can be distinguished by staining method. The pigment cell layer includes 1－2 layers of cell. The cells of inner layer sometimes are obscure. The endotesta contains only one layer of sclereids and their inner anticlinal walls are strongly thickened. Micropylar collar，operculum and parenchymatous cells are differentiated at the micropylar region. The micropylar collar is heteomorphic type. Operculum belongs to sclereid type. A gap of endotesta exists at dorsal side near the top of seed in the chalazal region and is filled with a group of pigment cells. The outline of

---

* 基金项目：国家自然科学基金资助（39870087）、中国科学院分类区系特支项目、中科院华南植物研究所所长基金（10－98－102）资助
收稿日期：2000－08－01，2000－12－28 接受发表
作者简介：唐源江（1966－）男，湖南临武人，助理研究员，在读博士生，现从事植物系统学研究。

the pigment cell group is trumped – shaped. Plenty of starch grains present in perisperm cells. The endosperm has two parts, one part near the micropylar end with monolayer of cells, and the other is one near the chalazal end of multilayered structure. The endosperm cells are filled with protein except the cells of mostouter layer of endosperm, which is filled with lipids. Lipids also present in embryo cells. The phylogenic position of *Paramomum* was discussed in this paper based on the anatomy of seeds.

Key words: *Paramomum petaloideum*; Seeds; Anatomy; Histochemistry

拟豆蔻属（*Paramomum*）是童绍全（1985）发表的姜科一新属，包含一种，即拟豆蔻。吴德邻把它并入到了豆蔻属（Wu & Larsen，in press)。从童绍全发表该属的文献来看，他利用的主要是叶、花、花序、雄蕊以及腺体等的形态结构特征，对种子仅在假种皮的有无及种子的颜色上作了简单的描述。从前人（吴七根等，1995a，1995b，1995c；廖景平等，1994，1996；Humphrey，1896；Berger，1958；Kapil 等，1980；Grootjen & Bouman，1981；Takhtajan，1985；Liao & Wu，1996；Wu & Liao，1995）的有关种子解剖学资料来看，姜科种子解剖学特征能为姜科的系统分类学提供有参考价值的资料。目前拟豆蔻（*Paramomum petaloidem*）种子解剖学的研究尚无人报道，为此本文以拟豆蔻种子为材料，全面研究其种子的解剖学和组织化学，为进一步探讨拟豆蔻的系统位置提供资料。

1 材料与方法

本实验所用材料采自云南西双版纳植物园附近，FAA 固定，滑走切片机冰冻切片，通过标准纵切面即沿种脐（珠孔区)、合点区的中央位置并沿种脊作纵切，通过种子纵轴线中央作垂直纵轴线的横切。用爱尔新蓝 – 番红染色观察种子的结构。用氯化汞 – 溴酚蓝鉴定蛋白质、高碘酸 – 锡夫试剂鉴定多糖、碘 – 碘化钾鉴定淀粉，苏丹黑 B 鉴定脂类物质。Leitz Ortholux – II 显微镜观察并用绘图仪绘图。

2 观察结果

成熟的拟豆蔻种子黑褐色，一般较小，纵长约为 5 mm 左右。种子外方为膜质的假种皮。去假种皮后，种脐明显，合点及种脊不明显（图 1)。拟豆蔻种子的结构描述如下：

2.1 **假种皮** 膜质，由 5 ~ 7 层薄壁细胞构成，从种子基部向上包围至种子近顶端（图 1)。纵切面假种皮细胞长条形，薄壁。横切面近圆形或扁圆形。细胞内含有油滴状脂类物质。

2.2 **种皮** 拟豆蔻种皮黑褐色，表面光滑。种皮可分为外种皮、中种皮和内种皮三部分(图 1：5 ~ 6)。

2.2.1 **外种皮** 由一层表皮细胞构成，细胞体积较大，纵切面切向延长，长条形，细胞排列紧密。横切面近方形或近椭圆形。细胞壁增厚较明显，并木质化，外表面被很薄的一层角质层。

2.2.2 **中种皮** 中种皮由下皮层、半透明细胞层及色素层构成。

下皮层 为一层壁增厚的薄壁细胞构成，棕黄色，纵切面近长方形，切向延长，横切面亦为切向延长，呈长条形，细胞腔小，合点区的下皮层细胞增多至 2 ~ 4 层。

半透明细胞层　一层细胞构成，细胞壁薄，无论纵切还是横切，细胞均近长方形，排列较规则，在中种皮内其细胞体积较大。半透明细胞内含一些淡黄至淡黄棕色，圆形、椭圆形、不规则形块状或颗粒状物，其成份不详。由于半透明细胞的细胞内容物与中种皮色素层细胞的很相似，故形态上很难区别它们，只有经过次氯酸钠溶液透明后，爱尔新蓝－番红染色，半透明细胞的壁呈淡红色而色素细胞的壁不着色或淡蓝色而相区别。

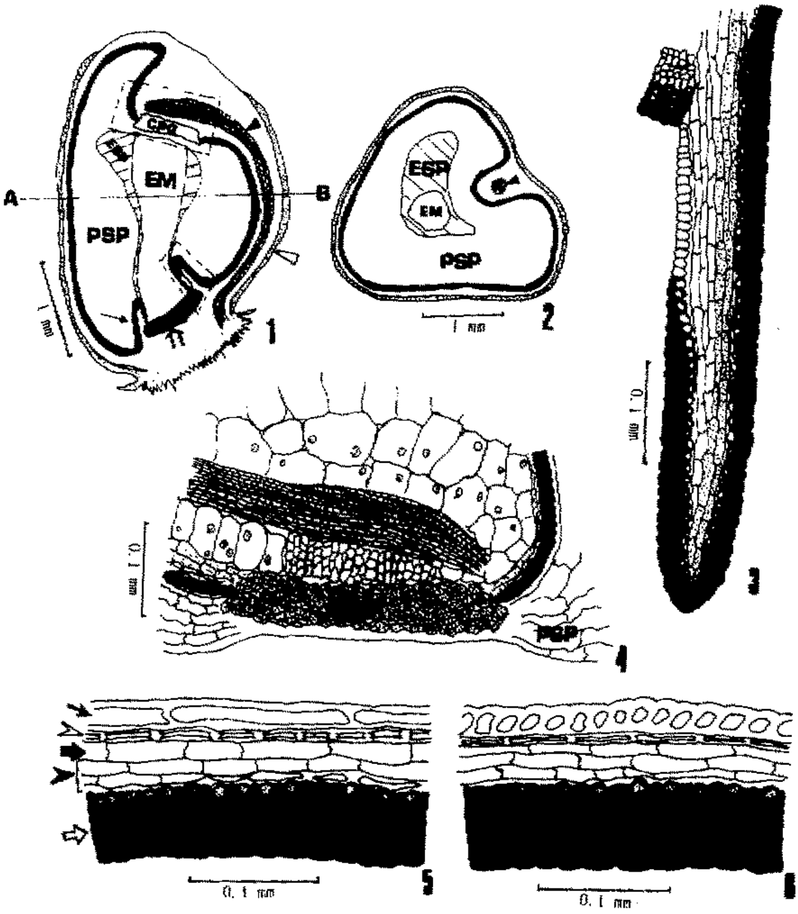

图 1　拟豆蔻种子的解剖

1 种子纵切面简图（↑ 珠孔领；⌂ 孔盖；▲ 种脊维管束；△ 假种皮；）；2 通过 1 AB 线作垂直种子的横切面简图（▲ 种脊维管束）；3 部分珠孔领结构详图；4 合点区缺口附近的结构详图；5 部分种皮纵切面详图；6 部分种皮横切面详图

Fig.1　An anatomy of *Paramomum petaloideum* seed

1 A seed in S L S ((Micropylar collar；⌂ Operculum；▲ Vascular bundle；△ Aril）；2 A seed in T S perpendicular to the seed and through line AB（▲ Paphal bundle）；3 Details of a part of micropylar collar；4 Details of the gap and its surrounding；5 Details of a part of seed coat in L S；6 Details of a part of seed coat in T S.

(→ Epidermis；⋀ Hypodermis；➡ Translucent cell layer；▲ Pigment cell layer；⇒ Endotesta；)

Abbreviations：EM—embryo；PSP— perisperm；ESP—endosperm；CPG—chalazal pigment cell group

色素细胞层　由一至两层细胞构成，细胞形状及细胞内容物与半透明细胞有点相似。其内层细胞通常被压扁，形状不规则，有些细胞形状已难分辨。种脊维管束分布其中，其末端达合点区色素细胞群上方。

2.2.3　**内种皮**　成熟种子的内种皮极厚，约占种皮总厚度的近 1/2，内种皮由一层石细胞构成，细胞径向延长，呈圆柱状，细胞壁成棕红色，内切向壁非常增厚，径向壁由内向外逐渐变薄，细胞腔非常小，且被挤在外切向壁一侧，外切向壁仍然保持薄壁状态，在成熟种子中细胞腔几乎被一颗较大的硅质体所占据（图 1：5～6）。

2.3　**珠孔区的结构**　拟豆蔻种子的珠孔区分化出珠孔领和孔盖等结构。

2.3.1　**珠孔领**　由内种皮与半透明细胞层向内凹陷形成的领状结构。珠孔领的内种皮可分为内侧与外侧两部分，外侧与其它内种皮细胞相连续，它也是由径向延长的、内切向壁明显增厚的石细胞构成，与其它部分的内种皮细胞一致；内侧一端与孔盖相连，另一端与外侧相连，与外侧相连的一端其细胞形态同外侧的一致，随着向孔盖靠近内种皮细胞的径向长度变短，壁亦变薄，至内侧的近 1/2 长度时，已成为薄壁细胞（图 1：3）。

2.3.2　**孔盖**　盖状，由约 3 层石细胞构成，其边缘与珠孔领的内侧末端相接，孔盖石细胞的径向长度比内种皮的要短，但仍含硅质体。它的内侧有一层角质层，外侧为薄壁细胞填充的薄壁细胞区。（图 1：1，3）。

2.3.3　**薄壁细胞区**　是由珠孔区的外种皮、珠孔领和孔盖之间的区域，为一些小的薄壁细胞所填充，这些细胞近球形或椭圆形，细胞排列较疏松，细胞间隙大，约 8～12 层，两侧与色素细胞层相连续。

2.4　**合点区的结构**　拟豆蔻种子的合点区位于近顶部偏于背侧（图 1：1），外观上平滑，较难分辨。标准纵切后，纵切面上可观察到合点区复杂的结构（图 1：4）。

2.4.1　**外种皮**　与其它部分外种皮相连续且形态一致。

2.4.2　**下皮层**　是其它部分的下皮层的延续，但增多为 2～4 层细胞，从整体形态来看，呈垫状但垫状结构不明显。

2.4.3　**大型薄壁细胞**　为填充在下皮层细胞内方与内种皮所包围的空间中的一群体积特别增大的薄壁细胞，一般细胞内含有 1～2 块近球形的色素块，多数色素块能被苏丹黑 B 着色。

2.4.4　**内种皮**　合点区内种皮向内凹陷，其底端达至靠近胚的顶部位置；合点端内种皮不连续，出现一个缺口，缺口为红棕色色素细胞所填充，缺口及其色素群位于种子的近顶端而偏向背侧。

2.4.5　**合点区色素细胞群**　为合点区内种皮缺口间的一群含红棕色色素的细胞，约 6～9 层细胞厚，细胞在 SLS 呈切向长方形排列，横切面观呈多角形，整体轮廓为长喇叭形（图 1：4）。

2.5　**外胚乳**　外胚乳与内种皮之间有一层较厚的角质层，外胚乳最外层的细胞细小，排列规则，纵切面近长方形或方形，内部的外胚乳细胞大多条形少数不规则形，体积较大，总体近乎垂周排列，细胞周壁呈波浪形，细胞腔充满淀粉粒。在珠孔领内侧及孔盖内方已无外胚乳细胞，仅见一角质层。一些外胚乳细胞还含有草酸钙方晶。碘－碘化钾呈强烈正反应，表明主要含有淀粉。

2.6　**内胚乳**　纵切面内胚乳可分成两部分，靠合点端的部分由多层细胞构成，最外方一层主要含有脂类物质，能被苏丹黑 B 强烈染色，细胞体积小，往珠孔端逐渐变薄，至近珠孔端已成一薄层。构成内胚乳的细胞形态不规则，轮廓不清晰。汞－溴酚兰染色呈强烈正反应，表明含大量蛋白质，以蛋白质颗粒状态存在。

2.7　**胚**　近似棒状，较少分化。细胞内主要含脂类物质，还含有蛋白质、少量淀粉和多糖类物质。

3　讨论

3.1　种皮的结构特征

迄今为止，作者等研究过种皮结构的姜科植物有 14 属约 60 种（Liao & Wu，1996；Wu & Liao，1995）。加上国外学者已报道的资料（Humphrey，1896；Berger，1958；Kapil 等，1980；Grootjen & Bouman，1981；Takhtajan，1985），可知姜科种子的种皮可分为外种皮（exotesta）、中种皮（mesotesta）和内种皮（endotesta）。拟豆蔻的外种皮与姜科其他属的外种皮一样均表现出细胞壁增厚的特征，具有机械保护的作用。姜科的中种皮与内种皮是种子结构中对分类和系统演化研究意义较大的组成部分。就内种皮而言，姜科植物种子内种皮虽然在细胞壁增厚方式上是一致的，即内切向壁增厚，径向壁部分增厚，外切向壁不增厚，但根据细胞形态、大小和增厚壁的增厚程度可明显地分为两类。第一类是石细胞型即内种皮细胞壁明显增厚，细胞一般径向延长，或近等径，细胞腔小，细胞整体呈圆柱状、近方柱形、或近立方体形，细胞体积较大，细胞壁增厚明显，通常称之为石细胞，这一类的内种皮是种皮主要的机械层，如山姜属、豆蔻属、*Aframomum* 及 *Elettaria* 属等山姜族（Tribe Alpineae）的属即属该类型。第二类是薄壁细胞型即内种皮细胞体积小，壁局部增厚，整体呈切向延长、砖形的薄壁细胞，姜科的姜花族（Tribe Hedychieae），姜族（Tribe Zingibereae）及舞花姜族（Tribe Globbeae）的内种皮，即属此种类型，其在种皮中的机械保护作用小。拟豆蔻的内种皮由石细胞组成应属第一类的石细胞型，按理应属山姜族的成员。中种皮通常由下皮层、半透明细胞层和色素层组成。姜科种子的下皮层在作者研究过的 14 属近 60 种种子中，绝大多数种只含一层细胞，细胞通常含有色素，色素以块状或颗粒状存在，块状及颗粒的多寡因种而异。拟豆蔻下皮层棕黄色的色素是一块状体，充满整个下皮层细胞。在我们研究过的姜科种子中仅一层的半透明细胞，均呈半透明状，因而易与含色素的下皮层和色素层细胞相区别。拟豆蔻种子的半透明细胞缺乏半透明的形态，在细胞形态和细胞内容物上均与色素细胞相似，这在我们研究过的姜科植物中是极其特殊的，但通过次氯酸钠溶液透明后，用爱尔新兰－番红染色，半透明细胞的壁能被染成淡红色，在这一点上，拟豆蔻与姜科植物其它属的半透明细胞又有其同点，因此，我们仍认为拟豆蔻中种皮具有半透明细胞层。姜科种子中，色素层的细胞通常有 3 层或 3 层以上，只有黄花大苞姜（*Caulokaempferca coenkbialis*）为 1 层（偶两层）。拟豆蔻的色素层仅含 1～2 层细胞，这亦是它特别之处。

3.2　珠孔区的结构特征

前人对姜科种子的解剖学研究，论及珠孔区结构的并不多，其中以 Humphrey（1896）对 *Amomum elongatum*，Berger（1958）对 *Elettaria cardamomum*，Grootjen & Boumam（1981）对

Costus cuspidatus 的研究较有代表性，尤其是吴七根等、廖景平等（1994，1996）对砂仁、九翅豆蔻和姜属、山姜属等的研究更为深入。从有关的研究结果看，姜科绝大部分属的种子的珠孔区可明显地分化出珠孔领（micropylar collar）和孔盖（operculum），其中珠孔领根据其构成可分为两类，即同形型（homomorphic type）与异形型（heteromorphic type），而孔盖也分为具石细胞硬层的孔盖和不具石细胞硬层的孔盖两大类（吴七根等，1995b）。本文对拟豆蔻种子的研究显示，珠孔区也分化出珠孔领和孔盖，其珠孔领内侧的内种皮细胞的增厚壁逐渐变薄，进而过渡到薄壁细胞，因而属异形型；其孔盖是由 3 层石细胞构成的，属于具石细胞硬层的孔盖类型。另外，在研究过的姜科种子中，发现孔盖不具石细胞硬层类型的其中一些属在其珠孔端具有种阜状结构，另一些属在珠孔端则具有柄状结构，这些结构对加强胚的保护具有重要意义。如姜族的姜属（吴七根等，1995b）、舞花姜族的舞花姜属（吴七根等，1995c）的种子，在珠孔端具有种阜状结构，姜花族的大苞姜属（黄花大苞姜）和苞叶姜属（苞叶姜）（廖景平等，1996）在珠孔端具有柄状结构，而山姜族的山姜属、豆蔻属、*Elettaria* 等在珠孔端未见上述两种结构。而拟豆蔻种子也没有种阜状结构和柄状结构，可能与山姜族的山姜属、豆蔻属等近似。

3.3 合点区的结构特征

吴七根等（1995a，1995b，1995c），Wu & Liao（1995）和廖景平等（1994，1996）Lao & Wu（1996）在前人工作的基础上对砂仁、九翅豆蔻、姜属、山姜属等植物种子合点区结构进行了深入的研究，他们认为合点区结构具有比较意义的观察特征有（1）合点区下皮细胞垫的有无；(2）合点区色素细胞形态和细胞群整体轮廓特征。我们的研究显示，拟豆蔻合点区下皮层细胞增多至 2～4 层，但看不出明显的垫状结构，这与具明显下皮细胞垫的 *Costus* sp.、九翅豆蔻和姜属种子以及仅为一层下皮细胞的砂仁都有不同；拟豆蔻种子合点区色素细胞形态在 SLS 呈长方形，横切面上为多角形、梭状或不规则形，与砂仁、九翅豆蔻的呈长方形相似；而色素细胞群的整体轮廓为喇叭形，亦与整体轮廓成喇叭形的砂仁、九翅豆蔻的相似而与成新月形或凸透镜形的姜属、大苞姜属、苞叶姜属等明显不同。

3.4 内、外胚乳和胚的结构及后含物特点

我们的研究显示，拟豆蔻种子的内胚乳在 SLS 上的形态与研究过的豆蔻属（吴七根等，1995a；廖景平等，1994）、姜属（吴七根等，1995b）、山姜属（Liao & Wu，1996）、舞花姜属（1995c）、大苞姜属和苞叶姜属（廖景平等，1996）等的种子一致，也分为多层细胞的合点端部分和单层细胞的珠孔端部分，但其形态特征及后含物特点与豆蔻属、姜属、山姜属和苞叶姜属有很多相似的地方，如在内胚乳最外方为一层主要含有脂类物质、能被苏丹黑 B 染色、体积小且不连续的细胞，其内的细胞（苞叶姜属不详）则体积大、径向延长、细胞形态不规则、薄壁、细胞轮廓不清晰；而舞花姜属与大苞姜属内胚乳外方没分化出一层形态特征与内含物与内方细胞不同的细胞，舞花姜属的内胚乳细胞体积较小，细胞的轮廓清晰。拟豆蔻的外胚乳在合点区缺少细胞结构，直接与胚相接，这一特点与豆蔻属的砂仁及九翅豆蔻及山姜属相似，与姜属、舞花姜属、大苞姜属和苞叶姜属等的外胚乳在合点区具有一薄层不同；外胚乳细胞壁呈波浪形的特点则只与豆蔻属的相同，其它各属的外胚乳细胞壁一般平直；外胚乳与内种皮之间有较厚的角质层也与豆蔻属砂仁、九翅豆蔻相同。另外，拟豆蔻的胚为棒状，与砂仁、九翅豆蔻的相近似，与姜属的中部膨大的棒

状有点差异。

3.5　拟豆蔻种子的对称型式

廖景平等（Liao & Wu，1996）在研究山姜属种子时，认为种子的标准纵切面的对称型式是一个相对稳定的特征，并对山姜属种子的对称性划分为 3 种类型，即（1）近对称；（2）稍不对称：（3）极不对称。按照这一划分标准，拟豆蔻应属稍不对称的类型。这一类型不仅见于豆蔻属也见于山姜属。

3.6　拟豆蔻的系统位置

姜科各族的种子目前都有被研究过的。Wu & Liao（1995）认为姜科各族中，山姜族各属的内种皮均为石细胞型，而姜科其余各族（包括姜花族、舞花姜族和姜族）的各属，其内种皮均为薄壁细胞型。拟豆蔻种子其内种皮为石细胞型，与山姜族的一致，因此可以将它放在山姜族内，但其更具体的位置却难以确定，有待对山姜族各属进行进一步的研究后才能作出最后结论。

〔参 考 文 献〕

吴七根，廖景平，1995a. 砂仁种子的解剖学和组织化学研究〔J〕. 热带亚热带植物学报，**3**（2）：52—59

吴七根，廖景平，1995b. 姜属植物种子的解剖学和组织化学研究〔J〕. 西北植物学报，**15**（1）：32—39

吴七根，廖景平，1995c. 舞花姜种子的解剖学和组织化学研究〔J〕. 广西植物，**15**（2）：146—153

童绍全，1985. 拟豆蔻属——云南姜科一新属〔J〕. 云南植物研究，**7**（3）：309—312

廖景平，吴七根，1994. 九翅豆蔻种子的解剖学和组织化学研究〔J〕. 热带亚热带植物学报，**2**（4）：58—66

廖景平，吴七根，1996. 国产大苞姜属和苞叶姜属种子解剖学特征及其系统学意义〔J〕. 广西植物，**16**（3）：209—215

Berger F，1958. Zur Samenanatomie der Zingiberazeen – Gattungen，*Elettaria*，*Amomum* und *Aframomum*〔J〕. *Scientia Pharmaceutica*，**26**（4）：224—258

Grootjen C J，Bouman F. 1981. Development of the ovule and seed in *costus cuspidatus*，with special reference to the formation of the operculum〔J〕. *Bot J Linn Soc*，**83**：27—39

Humphrey J E. 1896. The development of the seed in the Scitamineae〔J〕. *Annals of Botany*，**10**：1—14

Kapil R N，Bor J，Bouman F，1980. Seed appendages in Angiosperms I. Introduction〔J〕. *Bot Jahrb Syst*，**101**（4）：555—573

Liao J P，Wu Q G，1996. The significance of the seed anatomy of Chinese *Alpinia* in Taxonomy and systematics. In：Wu T L，Wu Q G，Chen Z Y，Proc 2nd Symp. Fam. Zingiberaceae〔C〕. Guangzhou：Zhongshan University Press，91—106

Takhtajan A. 1985. Comparative Anatomy of Seeds〔M〕. Vol I. Izdat Nauka，Leningrad，217—222

Wu Q G，Liao J P，1995. Preliminary study of anatomy on the seeds of Zingiberaceae. Program and Abstract，2nd Symp Fam Zingibraceae〔C〕，28

Wu T L，Larsen K，Zingiberaceae. In：Wu Z Y，Raven P H，Flora of China〔M〕.